BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 38 — N° 3, 1966, pp. 281-300.

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DES MADREPORAIRES DES BERMUDES (SYSTÉMATIQUE ET RÉPARTITION)

Par J. LABOREL

La faune des Iles Bermudes a été particulièrement bien étudiée à la fin du siècle dernier dans les travaux fondamentaux de A. E. Verrill et A. Agassiz. Les Madréporaires ont fait l'objet de plusieurs publications.

Cependant, depuis le début de ce siècle, la plupart des travaux consacrés à cet archipel concernent soit la zonation littorale (Prat, T. et A. Stephenson) soit des études d'ordre géologique (Prat et tout récemment Neumann).

Il ressort d'un travail récent de Goreau que les seules listes de Madréporaires dont nous disposons pour cette région sont celles de Verrill, citées sans changement par les auteurs et en particulier par Smith (1948).

Nous avons eu la possibilité en septembre 1963 de séjourner à la Station Biologique des Bermudes, dans l'intention d'effectuer un travail de comparaison avec les formations coralliennes des côtes du Brésil. Il nous a paru utile de publier à part nos résultats. Nous remercions ici tout particulièrement Monsieur le Dr Sutcliffe, Directeur de la Station Biologique des Bermudes pour l'extrême gentillesse avec laquelle il nous a reçu et aidé, mettant à notre disposition embarcations et matériel de plongée et prenant même à charge les frais de laboratoire.

Nous remercions également Monsieur le Dr Mackenzie qui nous a accompagné sur le terrain et nous a fait profiter de sa connaissance des fonds marins de la région.

LISTE RÉVISÉE DES MADRÉPORAIRES DES BERMUDES

L'étude en plongée des formations récifales nous a permis de déterminer deux espèces nouvelles pour la région. Nous discuterons également certaines mentions anciennes. Dans notre tableau la lettre V signifie que l'espèce en question a été signalée par Verrill, tandis que S désigne Smith et le signe ! nos propres observations. Le tableau est repris de Goreau et modifié.

Astrocoeniidae Koby

Stephanocoenia michelini Milne Edwards et Haime .... V, S, !

Pocilloporidae Gray

Madracis decactis (Lyman) .... V, S, !

Agariciidae Gray

Agaricia fragilis (Dana) .... V, S, !

Siderastreidae Vaughan et Wells

Siderastrea radians (Pallas) .... V, S, !
Siderastrea siderea (Ellis et Solander) .... V, S, non trouvé

Poritidae Gray

Porites astreoides (Lamarck) .... V, S, !
Porites porites (Pallas) .... V, S, !

Faviidae Gregory

Faviinae Gregory

Favia fragum (Esper) .... V, S, !
Diploria strigosa (Dana) .... V, S, !
Diploria labyrinthiformis (Linné) .... V, S, !

Montastreinae Vaughan et Wells

Montastrea annularis (Ellis et Solander) .... V, S, !
Montastrea cavernosa (Linné) .... V, S, !

Rhizangiidae d'Orbigny

Astrangia cf. *solitaria* (Lesueur). Trouvé par Browne-Goode ? d'après Verrill

Oculinidae Gray

Oculina diffusa (Lamarck) .... V, S, !
Oculina valenciennesii Milne Edwards et Haime .... V, S,

Meandrinidae Gray

Meandrina meandrites (Linné) .... Première signalisation
Dichocoenia stokesi Milne Edwards et Haime .... Première signalisation

Mussidae Ortmann

Isophyllia sinuosa (Ellis et Solander) .... V, S, !
Isophyllia multiflora Verrill .... V, S, !
Isophylliastrea rigida (Dana) .... Signalisation douteuse

La présence de certaines espèces signalées auparavant demande à être vérifiée et cette liste ne peut être considérée comme définitive ; les Bermudes constituent une zone d'appauvrissement de la région corallienne

caraïbe et il est fort possible que de petits peuplements d'autres espèces y existent qui risquent d'échapper à la prospection.

La seule liste d'espèces publiée jusqu'à présent en français est celle de Prat qui est très incomplète. Cet auteur cite en particulier *Mussa harttii*, il s'agit là sans doute d'une errcur car cette espèce endémique du Brésil, pas plus d'ailleurs que *Mussa angulosa* avec laquelle elle aurait pu être confondue, ne se trouve aux Bermudes.

Il ne scmble pas y avoir de Madréporaires endémiques, les nombreuses espèces décrites par Quelch, puis par Verrill ont été depuis rapportées à des formes caraïbes.

Agaricia fragilis (Dana).

Après la récolte de cette espèce en des stations assez diverses, il apparaît que sa variabilité est nettement plus importante qu'il ne ressort de l'étude des collections de référence. Ceci s'expliquerait par le fait que la plus grande partie des échantillons conservés dans les Musées provient essentiellement d'une seule localité : les surplombs littoraux de Harrington Sound. C'est en particulier le cas des séries conservées au Peabody Museum et au U. S. National Museum à Washington. C'est dans cette localité qu'il est le plus facile de récolter en abondance de beaux spécimens. Les conditions physiques sont très particulières et stables, caractérisés par une faible agitation et une grande pureté des eaux ainsi que par un éclairement affaibli.

Or sur les récifs extérieurs, beaucoup plus battus que les rivages de Harrington Sound, on trouve, sur les parois verticales, sous les surplombs et dans les grottes, une gamme beaucoup plus grande de « microclimats » locaux caractérisés par de fortes variations dans l'éclairement et l'hydrodynamisme.

Nos exemplaires de Harrington Sound présentent tous une forme en fine coupe largement ouverte, pédicellée, des collines concentriques, peu élevées, des calices isolés au bord externe ou groupés en petites séries en forme de parenthèses, fortement inclinés vers l'extérieur ; le calice primordial le plus souvent bien reconnaissable. Les échantillons des récifs extérieurs peuvent être au contraire denses, à fronde fortement épaissie et calcifiée, à peine concave, les calices isolés sont bien plus rares et très localisés sur la fine marge externe, les collines sont épaisses, presque symétriques et généralement disposées en réseau. Il s'agit indubitablement de la même espèce car on peut observer tous les termes de passage avec les formes de Harrington Sound. Nous avons vérifié d'autre part l'absence totale d'*Agaricia agaricites* aux Bermudes.

Un cas analogue est cité par Vaughan : un exemplaire d'*A. fragilis* récolté lc long d'un quai à Fort Jefferson, à l'ombre et en eau calme, présentait l'aspect habituel à l'espèce : fronde mince et orbiculairc ; fixé sur une tuile et laissé en observation dans une station plus battue (ct sans doute plus éclairée) il avait, au bout d'un an, pris un aspect massif analogue à celui d'une population voisine, de mode battu, attribuée par

l'auteur à *A. crassa* Verrill. Malheureusement VAUGHAN n'a ni décrit en détail, ni figuré ses spécimens et aucune expérience analogue (indispensable pourtant) ne semble avoir été tentée depuis.

Le genre *Agaricia* étant certainement de beaucoup le genre caraïbe le moins bien connu à l'heure actuelle, il nous semble intéressant de mettre l'accent sur les variations de *A. fragilis* dans une région où aucune confusion avec une autre espèce n'est possible.

Les conditions qui règnent à très faible profondeur (50 cm à 1 m) sous le surplomb littoral de Harrington Sound sont tout à fait exceptionnelles *et se rapprochent de celles que l'on trouve à des profondeurs d'une cinquantaine de mètres.* Ceci explique la divergence d'opinion entre GREGORY et VERRILL, le premier de ces auteurs considérant *A. fragilis* comme une espèce profonde alors que le second, pour l'avoir personnellement récolté par moins d'un mètre de profondeur, la tenait pour superficielle. Au Brésil nous avons pu constater que l'espèce ne monte que très rarement sur les récifs, encore se localise-t-elle sous les surplombs et évite-t-elle complètement les eaux turbides ; elle est par contre très abondante sur les fonds durs de la plateforme continentale entre 50 et 100 mètres de profondeur.

Le cas de Harrington Sound est donc un cas très particulier de remontée très près de la surface d'une espèce normalement sciaphile et d'habitat profond.

La forme normale à faible profondeur est donc la forme épaisse à collines bien développées, la forme en coupe mince étant la forme profonde : nos récoltes brésiliennes confirment totalement ce point de vue.

Des cas analogues de remontées d'espèces relativement profondes dans des grottes superficielles ont été décrits de Méditerranée (PERES et PICARD 1949, LABOREL et VACELET 1959).

Siderastrea siderea (Ellis et Solander).

VERRILL (1901) fait remarquer qu'il n'a pas rencontré aux Bermudes d'exemplaires typiques de cette espèce. Nous n'en avons pas non plus observé, et tous nos échantillons peuvent se rapporter à *S. radians* ; le problème de l'existence de cette espèce aux Bermudes reste donc posé.

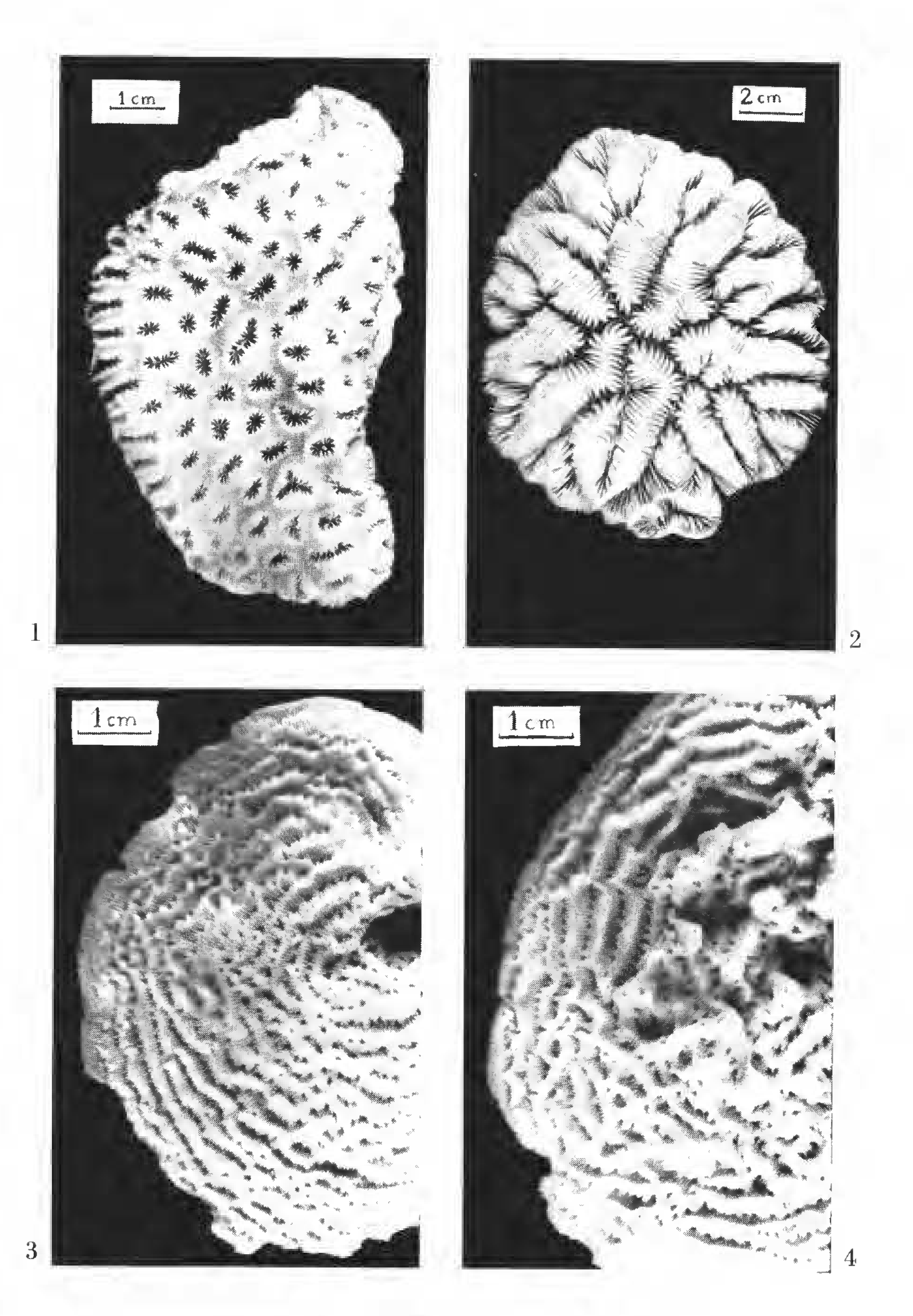
LÉGENDE DE LA PLANCHE I

FIG. 1. — *Dichocoenia stokesi* Milne Edwards et Haime.
Colonie jeune récoltée au pied d'un tombant ; Platier interne de North Rock, 10 m.

FIG. 2. — *Meandrina meandrites* (Linné).
Au pied d'un tombant, platier de North Rock.

FIG. 3. — *Agaricia fragilis* (Dana).
Fronde fine et régulière de mode, calme,
surplomb superficiel de Harrington Sound (Turk Island) profondeur 1,50 m.

FIG. 4. — *Agaricia fragilis* (Dana).
Fronde épaisse à collines élevées et réticulées,
surplomb d'un pinacle corallien des bassins centraux, profondeurs 5-6 m.


1 cm
2 cm
1 cm
1 cm
1
2
3
4



Montastrea cavernosa (Linné).
Forme en « draperies », caractéristique des tombants verticaux ombragés.
Côte Sud, au pied d'un « boiler » au large de Castle Roads, 10-12 m.

Oculina spp.

Je n'ai malheureusement pas eu l'occasion d'observer les peuplements d'Oculines sur fond vaseux (Harrington Sound en particulier) décrits par Verrill (1905) et plus récemment par Neumann (1963). Il serait intéressant d'étudier les variations des *Oculina* en fonction du milieu et de vérifier si *O. varicosa* Lesueur est une bonne espèce ou une écomorphose correspondant à ce milieu spécial, ce qui semble très vraisemblable.

Meandrina meandrites (Linné).

Cette espèce n'a jamais été signalée des Bermudes. Elle a du cependant déjà y être récoltée car elle avait été ajoutée en mention marginale manuscrite sur l'exemplaire des listes de Verrill appartenant à la bibliothèque de la Station, mais je n'ai pu savoir qui était l'auteur de cette mention.

L'espèce est cependant assez fréquente puisqu'au cours de mon bref séjour je l'ai rencontrée à plusieurs reprises aussi bien au pied des « boilers » de la côte sud que dans la région de North Rock, où elle semble former de petits peuplements sur les parois de pinacles coralliens vers 10 mètres de profondeur. Tous les échantillons rencontrés étaient fixés et présentaient la ramification des vallées typique de l'espèce.

Dichocoenia stokesi Milne Edwards et Haime.

Nous avons récolté trois colonies de cette espèce, encore jamais signalée, au pied du tombant interne du platier de North Rock, entre 7 et 8 mètres de profondeur. L'existence de très petits peuplements d'espèces non signalées peut s'expliquer par le fait que la région bermudienne est une région très appauvrie en espèces par rapport à la région caraïbe ; peut-être y a-t-il des apports intermittents de larves en provenance des Caraïbes ou bien ces espèces arrivent-elles seulement à végéter et sont-elles fixées dans la région depuis longtemps

Isophyllastrea rigida (Dana).

Smith (1948) cite cette espèce mais sans indiquer s'il l'a récoltée lui-même, et sans autre référence bibliographique. Nous ne l'avons pas observée et Verrill ne la cite pas non plus. Il est possible que Smith l'ait mentionnée par erreur.

RÉPARTITION ET ZONATION DES MADRÉPORAIRES

La grande complexité géographique des Bermudes, avec des récifs extérieurs très battus, de nombreux bassins intérieurs plus ou moins isolés, engendre un grand nombre de biotopes. L'absence complète de rivières permet à la faune marine et aux coraux de s'installer pratiquement partout où l'on trouve des plans d'eau, quelques mares saumâtres mises à part.

Nous étudierons successivement (fig. 1) :

A — *Les hauts fonds de la périphérie*

A. a/ Platiers de la côte nord (Ledge Flats et North Rock).

A. b/Côte sud et zone des « boilers ».

B — *Les bassins communicant largement avec l'Océan*

B. a/Grands bassins ouverts du nord, entre la terre et les LedgeFlats.

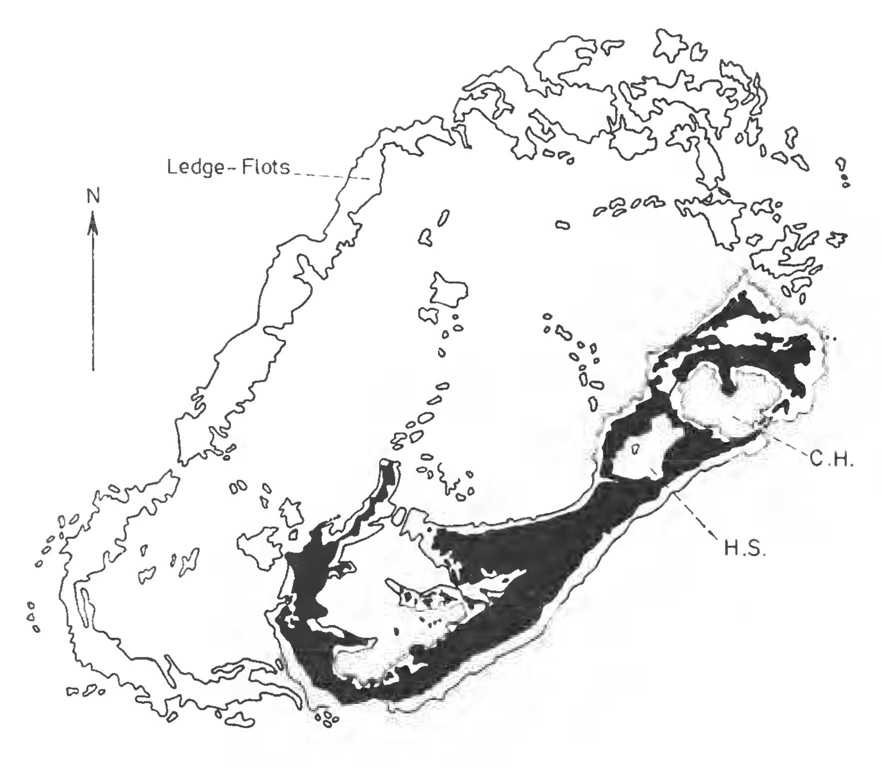
B. b/Castle Harbour.

C — *Les bassins intérieurs secondaires*

C. a/Harrington Sound, courants limités à la passe, eaux claires.

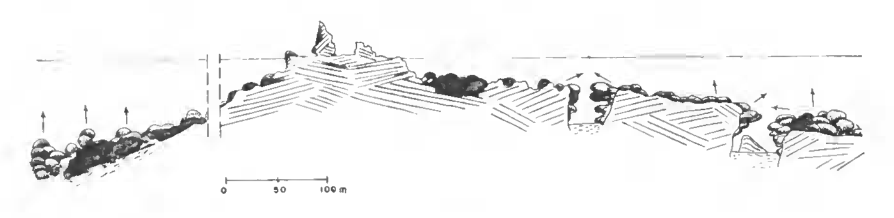
C. b/Ferry reach, Mullet bay, Hamilton Harbour etc..., courants forts, eaux turbides.

Nous indiquerons dans chaque cas les peuplements et leurs modifications en fonction des conditions locales, ainsi que les structures réalisées.



CARTE DES ILES BERMUDES

FIG. 1.



Coupe Schemotique de North Rock

Fig. 2.

A. — **Hauts fonds de la périphérie de l'Archipel.**

A. a. Les Platiers de la côte nord (Ledge Flats).

Nous avons pu visiter la région de North Rock et une zone située approximativement dans le Nord-est de la passe de Flatts.

Platier de North Rock : ainsi que l'a établi pour la première fois A. Agassiz (1895) il ne s'agit pas d'un récif corallien mais de grès éoliens érodés et ennoyés. On observe autour de North Rock, roc témoin émergé en voie de dissection, un seuil gréseux entaillé de profonds chenaux d'érosion (fig. 2). L'hydrodynamisme est intense même par temps calme la profondeur moyenne se situe légèrement en dessous du niveau des basses mers. La couverture biologique est de l'ordre de 30 %, les coraux sont peu abondants et surtout localisés aux parois verticales des chenaux. On observe cependant d'assez nombreuses colonies de *Diploria* dont certaines sont mortes ou érodées, *Porites astreoides*, *Montastrea annularis* et *M. cavernosa*, quelques *Siderastrea radians*, *Favia fragum* et *Isophyllia* spp. Les Algues calcaires et les Gorgones (surtout des genres *Gorgonia* et *Pseudopterogorgia*) sont abondantes. *Il semble qu'actuellement un certain équilibre soit établi entre érosion et construction biologique.* L'érosion peut certainement reprendre en cas de mort des coraux. Aucune modification notable de profondeur ne semble s'être produite dans ce secteur depuis qu'il est connu et cartographié, et ceci malgré la relativement faible résistance à l'érosion mécanique (et surtout biologique) des grès sous-jacents. Les parties émergées de North Rock ont seulement diminué d'importance de façon assez sensible.

Zone interne du platier : à une centaine de mètres en arrière du seuil rocheux un net changement de physionomie apparaît. L'hydrodynamisme étant atténué, on constate que pour une profondeur à peine plus forte (3-4 m contre 2-3 m) les Madréporaires recouvrent complètement les grès avec une dominance considérable des deux espèces de *Diploria*. Le long des parois des chenaux creusés dans les grès, *Montastrea annularis* édifie d'épaisses draperies verticales, hautes et larges de plusieurs mètres, identiques à celles décrites de la Jamaïque par Goreau dans des conditions de topographie semblables. Les Millepores (*M. alcicornis* L) et les *Diploria*

tendent au contraire à former des encorbellements qui peuvent d'ailleurs s'écrouler et servir de base à de nouvelles constructions : on a donc une tendance très nette au colmatage des chenaux d'érosion qui ne sont absolument plus actifs.

Les autres espèces présentes sont *Madracis decactis*, encore assez rare et localisé au rebord supérieur des tombants, des plaques de *Stephanocoenia michelini*, quelques rares *Dichocoenia* et *Meandrina* au pied des parois verticales (fig. 3).

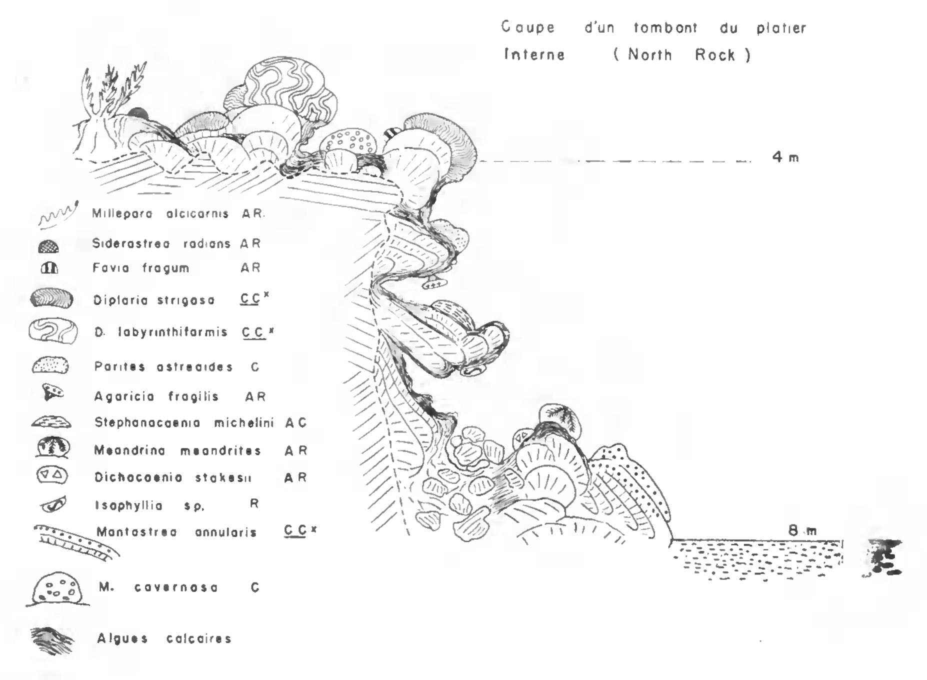


FIG. 3.

Les Mélobésiées sont abondantes et jouent un certain rôle dans la cimentation des édifices coralliens, l'épaisseur construite semble de l'ordre de un mètre sur les surfaces horizontales, deux ou trois sur les parois des chenaux, avec formations de piliers et de petites salles.

En continuant vers l'intérieur le platier se fragmente en un nombre considérable de massifs très concrétionnés dans lesquels il devient extrêmement difficile de faire le partage entre les formations de grès sous-jacentes et la partie construite, c'est la zone centrale des Grands bassins extérieurs que nous décrirons plus loin.

Zone externe du platier : nous n'avons malheureusement pas eu le temps d'étudier ce que les auteurs appellent les « broken grounds », fonds durs à Mélobésiées et blocs rocheux, situés au large des « ledge-flats » ou platiers, entre 20 et 40 m de profondeur.

Au nord de Ireland Island, entre 10 et 15 mètres sur la pente externe, le recouvrement corallien était de 100 % avec très peu de coraux morts, le fond étant constitué d'un empilement exubérant de *Diploria* dont certains dépassaient un mètre de diamètre. Ces édifices étaient reliés par des plaques de *Montastrea annularis* avec quelques rares têtes de *M. cavernosa*, la série habituelle d'espèces à faible pouvoir constructeur étant également présente.

*L'épaisseur du concrétionnement corallien dépasse certainement 2 ou 3 mètres sur la pente externe et la croissance verticale semble active contrairement aux affirmations d'*Agassiz. Les espèces constructrices étant surtout des formes massives, à l'exclusion de toute forme rameuse, l'accroissement vertical doit être assez lent. Il s'agit bien à ce niveau d'une véritable construction corallienne tout à fait comparable à celles des côtes brésiliennes (où les constructeurs rameux sont peu abondants) mais certainement très inférieure à celles de la zone caraïbe proprement dite (à dominance d'*Acropora*).

Pour autant que nous ayons pu en juger il n'existe pas de différenciation morphologique en pinacles (buttresses de Goreau) et chenaux, sur la pente externe du platier des Bermudes, mais notre prospection n'a pas été suffisamment étendue pour en juger avec certitude.

A. b. La côte sud et les « boilers ».

La nature véritable des formations appelées « boilers » est connue depuis Agassiz (1895). Plus récemment Prat (1936) et T. et A. Stephenson (1954) l'ont étudiée. Ce sont des écueils gréseux, disposés en lignes parallèles au rivage et qui sont en quelque sorte des témoins de la dissection de celui-ci par l'érosion. Le trait le plus particulier de ces formations est la présence d'un bourrelet de Vermets (Les « Serpules » des anciens auteurs) qui constitue une muraille résistante, généralement peu épaisse, sur leur périphérie. La genèse des « boilers », par érosion en visor d'un pilier rocheux émergeant qui finit par être sectionné au-dessus du niveau des Vermets, a été décrite par A. Agassiz. Il suffit le plus souvent d'une très faible épaisseur de Vermets pour arrêter le processus d'érosion. La génèse des « boilers » est liée à un mode très battu, car c'est seulement dans ces conditions que l'on observe une érosion en visor dans le médiolittoral ; en mode très calme au contraire on constate une intense érosion biologique localisée essentiellement dans la partie supérieure de l'étage infralittoral (Neumann, 1963) donc *en dessous* des Vermets qui, eux, se développent à la limite entre les étages médio- et infralittoral.

Au point de vue des peuplements, les « boilers » n'ont donc rien à voir avec les récifs de coraux mais sont des concrétionnements à Vermets et Algues calcaires, formations répandues en Méditerranée (Molinier et Picard 1953, Molinier 1960) et sur de très nombreuses côtes des mers tropicales et subtropicales, en particulier au Brésil (Branner 1904, Van Andel et Laborel 1964), essentiellement caractérisées par un mélange en proportions variables de Mélobésiées et de Vermets, et se développant

à un niveau extrêmement constant. Nous estimons personnellement que ces formations ne diffèrent pas essentiellement de l' « algal-ridge » des récifs indopacifiques. Nous avons en effet pu constater au Brésil l'existence d'un concrétionnement de ce type se développant indifférem-ment sur des platiers coralliens, sur des roches volcaniques ou cristallines, ou sur des bancs de grès récents. L' « algal-ridge » ne serait donc pas inféodé aux récifs coralliens mais se développerait sur leur rebord externe dans la mesure où celui-ci se trouverait à un niveau convenable en mode suffisamment battu.

Prat (1935) a bien étudié ces formations mais le terme d' « atolls régressifs » par lequel il les désigne nous semble d'un choix assez malheureux.

D'après Mademoiselle Myra Keen les espèces de Vermets les plus fréquentes dans les « boilers » des Bermudes sont *Dendropoma* (*Novastoa*) *irregulare* (d'Orbigny) et *Petaloconchus* (*Macrophragma*) *nigricans* (Dall) (communication personnelle). Au-dessous du niveau actuel, les écueils sont fortement érodés avec des surplombs importants, surtout dans les premiers mètres.

Certains « boilers » présentent même des arches qui les traversent de part en part et dont le plancher se trouve au niveau du fond, vers 15 mètres. Le creusement de ces tunnels est vraisemblablement contemporain d'un niveau marin plus bas que l'actuel, et Verrill et A. Agassiz insistent à plusieurs reprises sur des traits analogues dans la morphologie sous-marine des Bermudes.

On note sur le fond des promontoires coralliens irréguliers dont le sommet se trouve entre 7 et 8 mètres. Dans la région étudiée (au large de Castle Roads) il s'agissait de massifs formés exclusivement de *Diploria morts et érodés en marmites*, aucune colonie vivante ne se trouvant dans les environs. Les marmites observées, creusées à vif dans la masse corallienne contenaient des fragments anguleux de *Diploria* atteignant plusieurs kilos (fig. 4).

De la même manière, on ne trouvait pas d'échantillons de *Montastrea annularis*, espèce pourtant très commune à la même profondeur le long des rivages du nord. *Montastrea cavernosa* par contre, était très abondant et réalisait des formations en « draperies » alors que sur les côtes nord cette espèce était beaucoup moins fréquente et ne donnait que de petites têtes sphériques.

Les autres espèces les plus communes sont *Isophyllia sinuosa* et *I. multiflora*, surtout sous les surplombs avec *Agaricia fragilis* et *Stephanocoenia michelini* ; *Favia fragum*, *Siderastrea radians* et *Meandrina meandrites* sur les parois verticales. Les Gorgones sont relativement peu abondantes.

Il s'agit donc d'un faciès d'appauvrissement dans lequel les principaux constructeurs (*Diploria*) ont été secondairement tués et érodés. La seule espèce encore active du point de vue de la construction est *Montastrea cavernosa* qui tapisse plusieurs marmites : l'érosion a donc été brutale et de faible durée.

Devant ce tableau on ne peut s'empêcher de penser aux effets d'un typhon particulièrement violent par exemple. Nous ne savons malheureuse-

ment pas si ce phénomène s'étendait lors de notre passage à l'ensemble des côtes sud.

Dans le cas contraire on pourrait établir une relation entre la mort des *Diploria* devant Castle Roads et les travaux d'édification de l'aérodrome de Long Bird Island qui ont mis en suspension une quantité considérable de sédiments (Mort des *Diploria* de Castle Harbour), sans doute entraînés hors de Castle Roads par les courants de marée.

De toute façon l'activité corallienne est plus intense sur la côte nord, moins fortement battue.

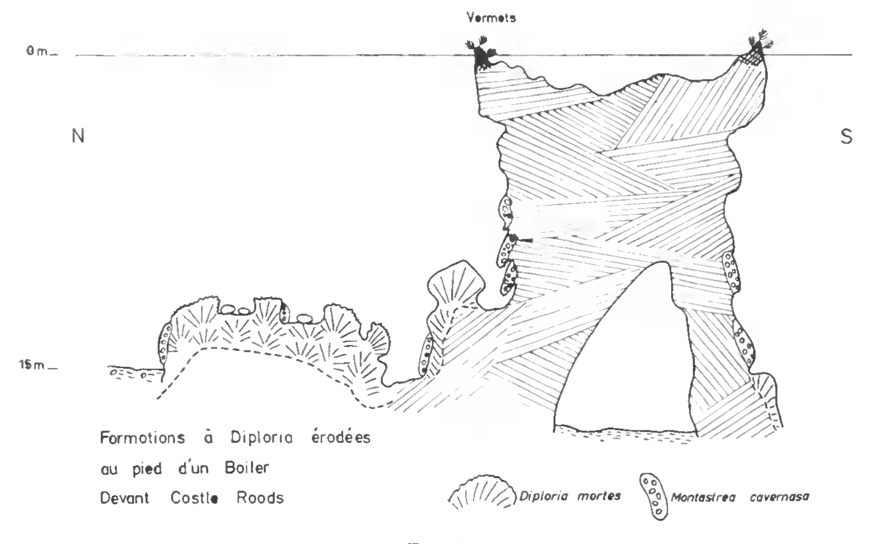


Fig. 4.

En ce qui concerne le remplacement local de *Montastrea annularis* par *M. cavernosa*, il s'agit d'un cas très net de concurrence entre deux espèces voisines occupant une place comparable dans la zonation ; il ressort du travail de Goreau (1959) sur les récifs de la Jamaïque que *M. cavernosa* est surtout abondant là où *M. annularis* ne se développe guère, c'est-à-dire essentiellement dans la zone postérieure du récif, en arrière du platier.

Au Brésil, où *M. cavernosa* existe seul, on le trouve au contraire aussi bien derrière les récifs que sur la pente externe où il définit une zone particulière correspondant exactement à la zone à *M. annularis* décrite par Goreau.

Il semble donc que *M. cavernosa* soit plus tolérant aux eaux turbides que *M. annularis*, espèce adaptée aux eaux claires et à la luminosité plus faible de la pente externe d'où elle élimine *M. cavernosa*.

B. — **Les bassins communicant largement avec l'océan.**

B a. Grands bassins du nord, entre la terre et les « Ledge Flats ».

Ainsi que l'ont remarqué les différents auteurs, on observe aussi bien en partant de terre que des platiers un recouvrement progressif des grès éoliens par les coraux. Agassiz en conclut donc qu'aucun des édifices observés dans cette région n'est entièrement construit.

Après étude d'un certain nombre de pinacles, il nous a paru que leur structure était nettement corallienne. Nulle part, même dans les nombreuses et profondes anfractuosités qui creusent le flanc des plus évolués d'entre eux, on ne peut voir le substratum gréseux ; les formes de détail sont typiquement coralliennes ; de plus, n'oublions pas que les auteurs ont généralement assimilé les grands bassins à des dépressions d'origine karstique analogues à celles que l'on peut observer dans la partie interne des îles, et que ces dolines ne contiennent généralement pas de formations rocheuses en relief.

Il nous semble donc que les pinacles ou « coral-patches » situés dans la région centrale des bassins du nord sont véritablement coralliens, le substrat dur sur lequel ils ont pris naissance étant vraisemblablement très peu élevé au-dessus du fond originel. Nous estimons l'épaisseur des formations de Madréporaires dans cette zone à un peu moins d'une dizaine de mètres. On observe au Brésil, dans la région des Abrolhos, des formes tout à fait comparables en pinacles arrondis à bord surplombant, localement appelés « chapeirôes ».

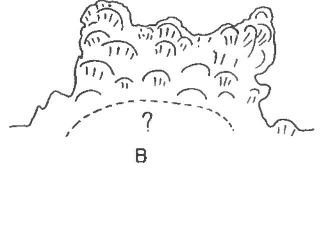
De tels édifices ne nécessitent sans doute qu'une très faible surface de substrat dur originel car l'accroissement se fait aussi bien dans le sens horizontal que dans le sens vertical.

Du point de vue faunistique on note que *Montastrea annularis* joue un grand rôle dans la structure de la partie inférieure, relayé vers le haut par les *Diploria*. Plusieurs espèces de mode calme font leur apparition sur le rebord supérieur : *Oculina diffusa*, *Madracis decactis*, *Porites porites*. Ces dernières espèces deviennent de plus en plus abondantes au fur et à mesure que l'on se rapproche des rivages nord des îles, en même temps qu'on observe une augmentation très sensible de la turbidité des eaux : les *Diploria*, *Gorgonia* et *Pseudoptérogorgia* tendent alors à disparaître tandis que les peuplement algaux se développent considérablement et recouvrent rapidement plus de 50 % de la surface totale, les Plexaurides deviennent les Octocoralliaires les plus abondants, enfin on observe des herbiers denses de Phanérogames marines, en particulier *Thalassia testudinorum*, *Syringodium filiforme*, *Halodule* sp. Finalement on observe de nouveau les grès éoliens couverts d'Algues non calcifiées et de Madréporaires à faible rôle constructeur.

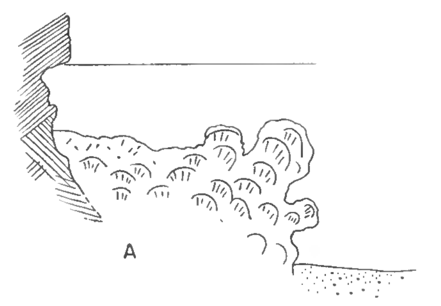
B. b. Castle Harbour.

Ce grand bassin est riche en formations coralliennes épaisses et bien développées mais leur vitalité est actuellement très réduite vraisemblablement à cause de la turbidité résultant des travaux entrepris il y a une vingtaine d'années pour la construction d'une grande base aérienne sur Long Bird Island et St David Island. Monsieur le Professeur H. Prat (qui a eu l'occasion de visiter les lieux plusieurs années avant et après l'édification de cet aérodrome) nous a personnellement confirmé ce fait.

On note de très nombreux pinacles arrondis, présentant souvent une dépression centrale creusée dans les blocs de *Diploria*. Certains sont au contraire composés de plusieurs piliers coralliens accolés. Tous ces pinacles semblent être constitués de Madréporaires sur cinq à six mètres d'épaisseur (fig. 5). Nous donnons ici les profils de plusieurs d'entre eux.







Castle Harbaur
Prafils des farmatians coralliennes
A: récif frangeant
B, C: pinacles coralliens

Fif. 5.

Au point de vue biologique, on note une très faible vitalité des *Diploria* qui paraissent avoir beaucoup souffert et être en voie de lent rétablissement. De nombreuses colonies, atteignant initialement un mètre de diamètre ont été observées mortes, attaquées par des Spongiaires perforants, certaines n'étant vivantes que sur une très faible partie de leur surface.

Les peuplements algaux sont très importants, à base de Sargasses (*S. lendigerum*), de Caulerpes et de Dictyotales, et sur les tombants on trouve en abondance des *Zonaria* et la Chlorophycée *Halimeda tuna*.

La zonation des Madréporaires est indiquée par la figure 6.

Les espèces les plus abondantes sont *Porites porites*, *P. astreoides*, *Favia fragum*, les deux *Isophyllia* (surtout *I. sinuosa*) et *Madracis decactis*.

Les parois latérales sont couvertes d'un peuplement dense d'*Oculina diffusa*. La circulation des eaux dans le bassin semble active (peuplements à *Pseudopterogorgia* sur cailloutis propres, herbiers de *Thalassia* avec des chenaux d'érosion devant la passe de Castle Roads).



Fig. 6.

C. — **Bassins intérieurs secondaires.**

C. a. Harrington Sound.

Ce bassin d'eau salée qui mesure près de quatre kilomètres dans sa plus grande dimension a été abondamment exploré tant du point de vue biologique que sédimentologique. Tout récemment un excellent travail de Neumann (1963) a donné des peuplements et des phénomènes à l'œuvre dans ce lagon une image complète et claire.

Nous donnons ici un profil typique du littoral de Harrington Sound qui ne diffère pas de ceux donnés par Verrill (1905) et par Neumann, (fig. 7).

Nous avons déjà insisté sur les conditions très particulières de calme et de luminosité atténuée qui règnent sous le surplomb qui entaille les rives rocheuses à moins d'un mètre de profondeur sur toute la périphérie du Sound. Neumann, dans une deuxième publication (sous presse) explique la genèse de cette encoche : il s'agit d'un creusement uniquement biologique, *infralittoral*, donc limité à la zone comprise immédiatement au-

dessous du niveau marin (les marées ne sont pas sensibles dans Harrington Sound) et dû essentiellement à l'action des Cliones et des Lithophages. Ce creusement est beaucoup plus intense en mode calme qu'en mode battu et n'est pas du tout l'homologue du « visor » qui est un creusement biologique *médiolittoral* de mode battu.

Nous avons retrouvé une telle zonation du creusement au Brésil et en Méditerranée (dans l'Étang de Berre et les Calanques de Marseille où l'on voit l' « encoche littorale » se développer dans l'infralittoral des fonds de calanque, puis passer progressivement au médiolittoral vers la sortie où le mode devient battu).

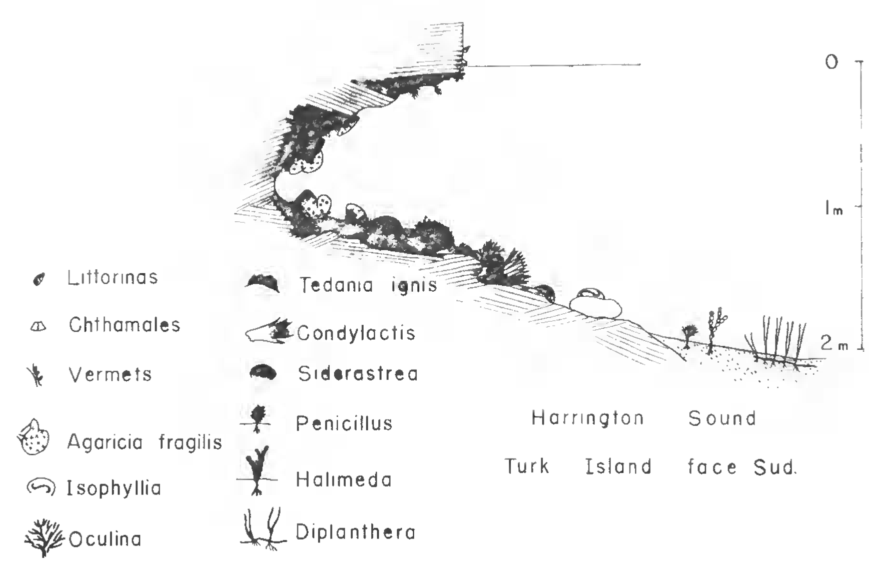


Fig. 7.

Les peuplements coralliens de Harrington Sound présentent plusieurs particularités intéressantes :

a) Aucune espèce constructive ne pénétrant dans le Sound (à l'exception de *Millepora*, peu abondant et localisé) il n'existe pas de pinacles coralliens. Or, l'étude détaillée de Neumann montre qu'il n'y a pas sur le fond d'accident rocheux notable. Comme Harrington Sound et Castle Harbour, ainsi d'ailleurs que les grands bassins du Nord, ont une même origine géologique et ont été créés par des processus analogues, ceci appuie fortement notre impression que les pinacles observés dans ces deux localités sont entièrement coralliens, ceux de la périphérie des bassins seulement étant mixtes. Les coraux joueraient donc actuellement un rôle géologique assez important en contribuant au remplissage des dépressions centrales des grands bassins.

b) Il existe dans Harrington Sound une stratification très nette des eaux, les peuplements à *Oculina valenciennesi* des fonds vaseux du Sound

ne se développent qu'au-dessus d'une thermocline au-dessous de laquelle il ne se trouve plus qu'une vase noirâtre pratiquement azoïque.

c) Le dense peuplement d'*Agaricia fragilis*, entièrement localisé dans les surplombs infralittoraux déjà cités est un cas particulier assez remarquable sur lequel nous avons attité l'attention plus haut.

Signalons la présence de quelques Vermets qui n'édifient pas de formations organogènes et sont seulement en placages épars sur la roche ; ces Gastéropodes sont au même niveau biologique que leurs homologues des « boilers » mais ils sont situés cette fois *au-dessus* de l'encoche au lieu d'être *au-dessous* comme dans les « boilers » observés en cours de formation par AGASSIZ. La zone des Vermets est donc une véritable zone charnière entre deux zones d'érosion biologique qui l'encadrent verticalement.

Avant de quitter Harrington Sound nous devons mentionner la passe de Flatts : étroit goulet qui représente la seule communication avec la mer, à chaque flux et reflux y passe un courant de marée extrêmement violent, atteignant plusieurs nœuds.

Le fond du canal, peu profond, est constitué par un seuil rocheux, les peuplements en sont très pauvres et essentiellement composés de placages de Spongiaires ; quelques colonies de *Millepora alcicornis* s'y sont établies et s'y développent sous la forme encroûtante caractéristique des zones à très fort hydrodynamisme avec çà et là quelques rameaux courts et peu divisés.

C. b. FERRY REACH, MULLET BAY, etc...

Il s'agit d'un long chenal d'eau salée, généralement assez turbide qui double vers le nord Castle Harbour et rejoint le port de St George, bras de mer qui communiquait autrefois largement avec Castle Harbour dont il a été séparé par l'édification de la base aérienne.

A l'entrée ouest de Ferry Reach, commune avec celle de Castle Harbour, on observe quelques têtes de *Diploria* et une faune comparable à celle de ce dernier bassin. A partir de la hauteur de la station biologique, l'envasement est déjà considérable et on n'observe plus que *Porites astreoides*, *Isophyllia* spp. (surtout *sinuosa*) et *Siderastrea radians*. Ces deux dernières espèces persistant seules dans les parties les plus envasées doivent être considérées comme les plus tolérantes.

CONCLUSIONS SUR LES PEUPLEMENTS CORALLIENS DES BERMUDES

La situation très particulière de l'Archipel des Bermudes, par 32° de latitude nord et à plus de 1.200 km des plus proches formations caraïbes explique l'appauvrissement considérable de sa faune corallienne : 18 espèces

sûrement recensées contre une cinquantaine dans la région de Cuba et Porto-Rico. L'absence des *Acropora* y est le trait physionomique le plus frappant, cité par tous les auteurs.

Il est évidemment difficile de distinguer les espèces qui sont absentes parce que la température hivernale de l'eau est trop faible, de celles dont les larves n'ont jamais pu parvenir à parcourir la distance qui sépare les Bermudes des Bahamas à cause d'une vie larvaire pélagique trop courte. Nous pensons cependant, d'après les observations que nous avons effectuées au Brésil, que l'absence d'*Agaricia agaricites*, alors qu'*Agaricia fragilis* est présent, pourrait être due à la faible température des eaux, la variété brésilienne de la première espèce nous ayant paru nettement sténotherme chaude alors que la seconde se localisait dans des eaux profondes toujours plus fraîches de deux degrés au moins.

On notera qu'il s'agit de formations coralliennes extrêmement jeunes et peu épaisses (épaisseur maximum une dizaine de mètres environ) qui n'atteignent jamais le voisinage de la surface et sont constituées d'espèces massives à croissance lente.

Les principaux constructeurs sont les *Diploria* et *Monstastrea annularis*, à l'exception de toute forme branchue. Les Millepores sont également très peu actifs malgré leur abondance.

Il n'y a pas d'espèces capables de donner un concrétionnement actif à partir d'un fond meuble à moins que les Oculines des fonds vaseux des Sounds ne soient susceptibles de fournir un substrat aux espèces principales, ce qui n'est pas prouvé, bien que possible. Ceci explique la localisation des formations bermudiennes sur des substrats rocheux sous-jacents plus ou moins élevés au-dessus du fond.

On constate l'existence de certaines espèces en très petites populations (*Meandrina*, *Dichocoenia*), ce qui pourrait être interprété comme la preuve d'un apport récent de petits essains de larves par le Gulf Stream.

L'histoire géologique des Bermudes est encore bien trop mal connue pour que l'on puisse établir si le peuplement corallien a été continu au cours du quaternaire ou limité aux seules périodes interglaciaires.

Du point de vue de la systématique, l'étude des Madréporaires des Bermudes présente un intérêt certain, l'aire de répartition des espèces tendant à devenir un critère de discrimination spécifique utilisable.

Comparaison avec les récifs des autres régions de l'Atlantique tropical.

Du point de vue de la différenciation morphologique, les formations des Bermudes sont extrêmement peu évoluées. Goreau reconnaît dans les récifs de la Jamaïque plusieurs zones distinctes ordonnées de part et d'autre d'un platier affleurant à basse mer. Une différenciation analogue, quoique moins nette, s'observe sur les récifs brésiliens ; on ne trouve aux Bermudes que des pinacles et des recouvrements peu épais. La genèse des formes caraïbes est encore très mal connue, mais au Brésil nous arrivons à la conclusion que l'influence des oscillations eustatiques du niveau marin a été absolument prépondérante.

En ce qui concerne les Bermudes, les formes observées nous ont paru être des récifs très jeunes constitués d'espèces à croissance lente, actuellement en pleine activité et encore très peu différenciés.

La zonation biologique des récifs bermudiens, du fait de l'absence des *Acropora*, se rapproche beaucoup plus de celle que nous avons pu observer sur les côtes brésiliennes que de celle décrite de la Jamaïque par GOREAU (1959). Le tableau suivant exprime les similitudes et les différences entre ces trois régions.

Jamaïque (GOREAU)	Bermudes	Brésil
Platier à *Zoanthus*	Non émergeant mais *Zoanthus* présents	Platier à *Palithoa*
« Upper *palmata* zone » à *Acropora palmata*	Sans équivalent précis	Zone à *Millepora alcicornis*
Lower *palmata* zone, « buttress zone » à *Agaricia agaricites*	Zone à *Diploria* (pinacles)	Zone à *Mussismilia* (chapeirsõe)
« *annularis* zone » à *Montastrea annularis*	Existe, mais peu nette	Zone à *Montastrea cavernosa*

Classification écologique des Madréporaires des Bermudes.

Pour que des formations récifales d'une certaine importance puissent se développer, il est nécessaire que quelques espèces, parfois très peu nombreuses, soient présentes, qui assumeront la presque totalité de la construction, formant une charpente sur laquelle se fixeront d'autres espèces. Ce sont les constructeurs primaires, ceux-ci montrent généralement une zonation : il y en a de plus sciaphiles qui construisent les parties inférieures du récif et d'autres, plus photophiles, qui construisent les parties superficielles.

Aux Bermudes, comme aux Caraïbes, le principal constructeur sciaphile est *Montastrea annularis*, le terme de sciaphile chez un Madréporaire hermatypique devant être, bien entendu, pris dans un sens relatif. On trouve d'ailleurs également ces espèces à faible profondeur mais ce sont elles qui assument la construction de la partie inférieure du récif. Au Brésil c'est *M. cavernosa* qui remplace *M. annularis*. Les principaux constructeurs photophiles sont les deux *Diploria* alors que, dans les Caraïbes, ce sont les *Acropora* (surtout *A. palmata*). GOREAU signale d'ailleurs que lorsque les *Acropora* ne peuvent se développer par suite d'une hydrodynamisme excessif, ils sont remplacés par les *Diploria*, il y a donc dans ce cas une nette concurrence entre formes branchues et formes massives.

A Fernando de Noronha (Brésil) les constructeurs photophiles sont absents ou complètement inhibés par un hydrodynamisme violent, mais par contre les constructeurs sciaphiles se développent normalement : on observe alors des formations récifales tronquées se développant entre — 20 et — 10 mètres à peu près, sans pouvoir s'élever au-dessus de cette profondeur.

Les constructeurs secondaires, aux Bermudes, peuvent compléter le travail des premiers ; ce sont *Montastrea cavernosa*, *Porites astreoides* et *Stephanocoenia michelini*. Plusieurs espèces contribuent au modelé de détail : *Millepora alcicornis*, *Porites porites* et *Madracis decactis* pour le rebord externe et *Oculina diffusa* pour la partie verticale des pinacles.

Enfin certaines espèces ne jouent aucun rôle dans la construction ce sont :

a) des espèces photophiles d'eaux pures : *Meandrina meandrites*, *Dichocoenia stokesi*,

b) des espèces sciaphiles d'eau claire : *Agaricia fragilis*,

c) des espèces photophiles tolérantes : *Favia fragum* et *Siderastrea radians*.

Nous citerons le cas particulier d'*Oculina valenciennesii*, espèce vasicole relativement sciaphile qui se développe en abondance au fond des Sounds et pourrait peut-être dans certains cas préparer un substrat pour les constructeurs primaires.

Institut Océanographique de Recife (Brésil)
Laboratoire de Biologie Végétale
de la Faculté des Sciences de Marseille.

BIBLIOGRAPHIE

Agassiz, A., 1895. — A visit to Bermuda in March 1894. *Bull. Mus. comp. Zool.*, Harvard College, Cambridge, **26**, nº 2, pp. 209-281.

Van Andel T. et Laborel, J., 1964. — Recent high relative sea level stand near Recife, Brazil. *Science*, **145**, nº 3632, pp. 580-581.

Branner, J. C., 1904. — The Stone reefs of Brazil, *Bull. Mus. comp. Zool.*, Harvard College, Cambridge, **44**, Geological series, 7, 285 pp. — 99 pl.

Goreau, T. F., 1959. — The ecology of Jamaïcan coral reefs, I. Species composition and zonation. *Ecology*, **40**, nº 1, pp. 67-90.

Gregory, J. W., 1895. — Contributions to the Geology and Paleontology of the West Indies. *Quart. J. Geol. Soc.* London, **51**, p. 280.

Laborel, J. et Vacelet, J., 1959. — Les grottes sous-marines obscures en Méditerranée. *C. R. Acad. Sci.*, **248**, pp. 2619-2621.

Molinier, Roger, 1955. — Les plates-formes et corniches récifales de Vermets, (*Vermetus cristatus* Biondi) en Méditerranée occidentale. *Ibid.*, **240**, pp. 361-363.

— et Picard, J., 1953. — Notes biologiques à propos d'un voyage d'études sur les côtes de Sicile. *An. Inst. Océanog.*, **28**, fasc. 4, pp. 164-187.

Neumann, C. A., 1965. — Processes of recent carbonate sedimentation in Harrington Sound Bermuda : *Bull. Marine, Science*, **15**, n° 4, pp. 987-1035.

— Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the Sponge *Cliona Lampa*, rapport polycopié, contrat n° Nonr 1135, (04) entre la Bermuda Biological Station et l'Office of Naval Research (sous presse).

Peres, J. M. et Picard, J., 1949. — Notes sommaires sur le peuplement des grottes sous-marines de la région de Marseille. *C. R. somm. Soc. Biogéogr.*, **26**, n° 227, pp. 42-46.

Prat, H., 1935. — Les formes d'érosion littorale dans l'archipel des Bermudes et l'évolution des atolls et récifs coralliens. *Rev. Géogr. phys.*, **8**, 3.

— 1936. — Remarques sur la distribution des organismes dans les eaux littorales des Bermudes. *Bull. Inst. Océanogr.*, n° 705.

Quelch, J. J., 1886. — Report on the reef corals. Scientific Reports, Research voyage of H. M. S. Challenger, ... Zoology, 16, Edimburgh.

Smith, F. G. W., 1948. — Atlantic reef corals, Miami.

Stephenson, T. et A., 1954. — Les Iles Bermudes, Endeavour, pp. 72-80.

Vaughan, T. W., 1913. — The Madréporaria and Marine Bottom Deposits of Southern Florida, Carnegie Yearbook, n° 10, pp. 147-155.

Verrill, A. E., 1902. — Variations and nomenclature of Bermudian, West Indian and Brazilian reef corals. *Trans. Connecticut Acad. Arts Sci.*, **11**, Part. 1, 3, pp. 63-168. .

— 1902. — Comparisons of the Bermudian, West Indian and Brazilian Coral Faunae. *Ibid.*, **11**, Part 1, 4, pp. 169-206.

— 1905. — The Bermuda Islands part 4 et 5. *Ibid.*, **12**, pp. 45-348.